

PHÉNOMÈNES D'ADAPTATION PARASITAIRE DES CHAMPIGNONS KÉRATINOPHILES TELLURIQUES ET CONSÉQUENCES EN PATHOLOGIE HUMAINE ET ANIMALE

Dominique CHABASSE

Laboratoire de Parasitologie — Mycologie
CHU — 4 rue Larrey 49100 ANGERS — FRANCE

RESUMÉ — Les champignons keratinophiles constituent une flore importante et variée caractérisée par sa capacité à se développer au dépens de la kératine, protéine complexe entrant dans la composition de la peau et des phanères de l'homme et des animaux. Ils appartiennent pour la plupart à la classe des Ascomycètes, et sont positionnés depuis 1985 dans l'ordre des Onygenales au sein de deux familles distinctes les *Arthrodermataceae* et les *Onygenaceae*. Si beaucoup d'entre eux restent des saprophytes du sol, un certain nombre comme les Dermatophytes et des espèces assimilées (*Aphanogmus*) évoluent vers un parasitisme d'abord facultatif puis quasi obligatoire chez l'homme et ou l'animal. Le cheminement soit animal — homme semble être l'évolution phylogénétique habituelle de ces champignons. Les conséquences pratiques de cette adaptation au parasitisme sont : Sur le plan biologique, une perte progressive de leur mode de reproduction saprophytique (stade téléomorphe puis anamorphe), avec en revanche un développement des structures de diffusion propres au parasitisme (parasitisme pileux et arthrospores virulentes dans les cornéocytes) qui assurent la dissémination du champignon. Sur le plan épidémiologique, il est intéressant de constater que les espèces géophiles ou telluriques (*Microsporum gypsum*, *Aphanogmus fulvescens*) et parfois zoophiles (*Trichophyton verrucosum*) sont à l'origine d'une intense réaction inflammatoire chez l'homme. À l'opposé, les espèces anthropophiles (*Microsporum audouinii*, *Trichophyton violaceum*, *Trichophyton rubrum*) mieux adaptées à l'homme évoluent sur un mode chronique avec des réactions de rétro-limitées ou nulles. Les champignons keratinophiles représentent un mode d'étude intéressant d'adaptation au parasitisme en mycologie médicale.

ABSTRACT — Keratinophilic fungi form an important and varied flora distinguished by the ability to develop on an ideal substrate, keratin, a complex protein forming part of the composition of the skin, nails and hair of men and animals. These fungi belong to the Ascomycetes and are placed in the order Onygenales at the center of two distinct families, the *Arthrodermataceae* and the *Onygenaceae*. If most of these species remain saprophytes of the soil, a certain number among them as the Dermatophytes and related fungi evolve in the direction of an optional parasitic state on animals while others go resolutely toward an almost obligatory parasitism. The pathway from soil to animal to man is the usual phylogenetic evolution of these fungi. The practical consequence of the parasitic adaptation implies at least two observations. A progressive loss of the saprophytic reproduction of these species. This is shown by the impossibility of producing the teleomorphic state in the anthropophilic fungi and by the difficulty of obtaining a good conidiogenesis (anamorphic state). Geophilic species known as dermatophytes like *Microsporum gypsum* or closely related like *Apha-*

maxus fulvescens and the zoophilic dermatophytes like *Trichophyton verrucosum* produce highly inflammatory lesions with a tendency to spontaneous cure. On the other hand anthropophilic dermatophytes like *Trichophyton tonsurans* or *Microsporum audouinii* produce less inflammatory and more chronic lesions. Keratinophilic fungi represent the ideal model of parasitic adaptation in medical mycology.

MOTS CLÉS Champignons keratinophiles telluriques, Dermatophytes, *Chrysosporium*, Saprophytisme, Parasitisme, Evolution phylogénique.

KEY WORDS Keratinophilic fungi, Dermatophytes, *Chrysosporium*, Saprophytism, Parasitic adaptation, Phylogenetic evolution

INTRODUCTION

Les micromycètes keratinophiles telluriques sont des champignons isolés du sol (Chabasse *et al.*, 1985, 1987, 1988, 1989) et souvent sur des animaux (petits mammifères sauvages (rongeurs, insectivores) et autres fouisseurs (Chabasse *et al.*, 1987, Houin *et al.*, 1972, Otčenasek & Dvorak, 1962), ainsi que de certains oiseaux (Chabasse & Guiguen 1986).

Leur caractéristique commune est d'être keratinophiles, c'est-à-dire qu'ils privilégient un substrat nutritif particulier : la keratine. Cette keratine tellurique appelée « keratine morte » est issue des mammifères (poils, fragments de cornes ou de sabots...), des oiseaux (plumes...) et des carapaces d'insectes mélangées au sol. L'origine tellurique de ces espèces est connue depuis les travaux de Sabouraud (1910) à la fin du siècle dernier. Plus tard le hongrois Szathmary (1940) isola un dermatophyte géophile appelé *Trichophyton terrestre gyratum*, puis *Trichophyton fluviatile*, vraisemblablement le *Trichophyton mentagrophytes* d'aujourd'hui. Le comportement keratinophile de ces champignons fut rapidement utilisé pour les isoler. C'est ainsi qu'à partir des constatations de Toma (1929) sur le parasitisme des cheveux par les agents de teignes et les observations de Karling (1946) qui utilisait des cheveux humains pour piéger dans le sol d'un cimetière un keratinophile appelé *Rhizophydium keratinophilum*, Vanbreuseghem (1952, 1960) mit au point une technique originale pour extraire ces champignons du sol.

Cette méthode consiste à déposer des fragments de cheveux stériles sur de la terre placée dans des boîtes de Petri. Elle fut appelée par Benedek (1962) « the To-Ka Va » hair baiting méthode, ou technique de piégeage sur cheveux de Toma-Karling. Vanbreuseghem, rappelant le rôle respectif de chacun des auteurs dans cette découverte, cette technique communément appelée « technique de Vanbreuseghem » fut à l'origine de très nombreux travaux réalisés dans le monde entier confirmant l'hypothèse de départ, c'est-à-dire la vie saprophytique des dermatophytes et leur origine tellurique (De Vroey, 1968, 1970, Helluy *et al.*, 1965). C'est ainsi que *Trichophyton ajelloi* (= *Keratinomyces ajelloi*) a été découvert et décrit pour la première fois par Vanbreuseghem en 1952. De même Ajello (1953) isola à son tour *Microsporum gypseum* puis *Microsporum cookii* et Durie et Frey (1950) mirent en évidence : *Trichophyton terrestre*.

Cette technique a permis aussi de révéler la reproduction sexuée de ces dermatophytes géophiles et de décrire des espèces proches mais appartenant à des genres différents : *Chrysosporium*, *Geomyces* et *Malbranchea* (Carmichael, 1962, Currah, 1985, van Oorschot, 1980).

ÉVOLUTION DE LA TAXINOMIE

La plupart des micromycètes kératinophiles telluriques appartiennent à la classe des Ascomycètes, à la sous classe des Euascomycètes, comprenant elle-même 2 grandes familles : les *Gymnoscaceae* et les *Onygenaceae*.

En 1973, Fennel inclut ces deux familles dans l'ordre des Eurotiales, mais Benny et Kimbrough en 1980 proposèrent une nouvelle distribution créant et plaçant ces espèces dans l'ordre des Onygenales. Currah proposa à son tour en 1985 une révision complète de cet ordre où l'on retrouve les espèces les plus adaptées au parasitisme humain.

Currah ne retient plus comme élément déterminant la morphologie des ascocarpes (gymnothèce, cleistothèce, perithèce...) mais l'aspect des ascospores (lisses ou ornementées) associé à des critères physiologiques, c'est-à-dire l'aptitude à dégrader ou non la kératine. Ainsi il définit 4 familles dont deux ayant une affinité pour la kératine, les *Arthrodermataceae* et les *Onygenaceae*. Les deux autres familles ont soit un substrat nutritif plus varié (*Gymnoscaceae*), soit une préférence pour la cellulose (*Microtrichaceae*) (fig. 1).

La comparaison des séquences nucléotidiques de la sous-unité 18S ribosomiale de nombreuses espèces appartenant à l'ordre des Onygenales a permis de confirmer la plupart du temps la cohésion de cette classification (Bowman *et al.*, 1992, Leclerc *et al.*, 1994). Un grand nombre d'espèces adaptées au parasitisme appartiennent à l'ordre des Onygenales : *Trichophyton*, *Microsporium*, *Histoplasma*, *Blastomyces*, *Coccidioides*.

DU SAPROPHYTISME AU PARASITISME

Microsporium gypseum est un dermatophyte géophile menant essentiellement une vie saprophytique à partir de substrats kératiniques (kératine morte) comme les poils d'animaux, des fragments de cornes de bœuf ou de sabots de chevaux (Ajello, 1953, Badillet, 1982, 1991, Chmel & Vollekova, 1981). Il possède cependant de réelles capacités au parasitisme si l'on en juge d'après les lésions qu'il engendre chez l'homme et l'animal (Chabasse, 1991). Il en est de même pour un *Chrysosporium*, dont le téléomorphe, *Aphanascus fulvescens*, est incriminé, lui aussi, dans des lésions « dermatophytic like » (Albala *et al.*, 1982, Chabasse *et al.*, 1989, Gueho *et al.*, 1985, Rippon *et al.*, 1970, Todaro *et al.*, 1984; Vanbeuseghem & Devroey, 1980).

Le cheminement du sol à l'animal puis de l'animal à l'homme serait l'évolution classique de ces micromycètes, selon Novac & Galoczy, (1966), Chmel & Vollekova (1981, et Dei Cas & Vernes (1986). Le kératinophile tellurique, saprophyte du sol, végèterait d'abord sur la kératine du sol (kératine morte), puis prépare à ce substrat sélectif, il passerait aisément sur le poil de l'animal (kératine vivante) ou directement chez l'homme. L'évolution de ces espèces géophiles en zoophiles puis anthropophile, serait due à la fois à des phénomènes extrinsèques (rencontre avec l'hôte) et intrinsèques (facteurs de reconnaissance, de virulence...), propres au champignon lui-même.


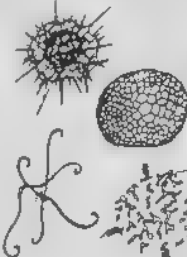





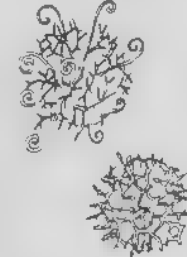




TABLE 3 FAMILIES OF THE ONYGENALES				
Family	Ascospores	Peridia and Appendages	Anamorphs	Substrate and Habitats
ONYGENACEAE	 <p>pitted, spherical, oblate, slit-like.</p>		 <p>CHRYSOPORIUM MALBRANCHEA SPORENDONEMA</p>	<p>omnivore dung soil enriched with keratin or dung</p> <p>KERATIN¹</p>
ARTHRODERMATACEAE	 <p>smooth, oblate to oblate-discoid or oblate-cordate.</p>		 <p>CHRYSOPORIUM MICROSPORIUM TRICHOPHYTON</p>	<p>decaying hoof, horn, feathers, hair and skin some are parasitic on animals</p>
MYXOTRICHACEAE	 <p>smooth or striate; fusiform, ellipsoidal.</p>		 <p>GEOMYCES MALBRANCHEA DIDIODENDRON</p>	<p>processed or decaying plant materials</p> <p>CELLULOSE¹</p> <p>paper, straw soil around the roots of plants</p>
GYMNOASCACEAE	 <p>smooth or slightly irregular ("lumpy"); often with polar and/or equatorial thickenings.</p>		 <p>absent or of un-named arthroconidia.</p>	<p>decaying vegetation soil rich in organic matter</p> <p>VARIABLE¹</p> <p>various types of dung</p>

Figure — *Les Onygenales*
d'après Currah, *Mycotaxon*, 1985

CONSÉQUENCES ÉPIDÉMIOLOGIQUES, CLINIQUES ET BIOLOGIQUES

Épidémiologiques :

Les géophiles contaminent accidentellement l'homme soit directement (souillure traumatisme) soit par l'intermédiaire d'un animal relais (chien de chasse). Il n'y a pas de contamination inter humaine (Chermette, 1991 ; Garg *et al.*, 1985).

Les zoophiles (et geo-zoophiles) passent aussi chez l'homme soit directement par contact avec un animal contaminé (le plus souvent chien, chat) soit à partir de ses poils contenant la forme virulente du champignon disséminée dans l'environnement humain (tapis, fauteuil, couverture) (Caretta *et al.*, 1989 ; Chabasse *et al.*, 1991 ; Chermette, 1991 ; Woodyer, 1977).

La diffusion de ces espèces à l'homme dépendra de leur spécificité vis à vis de leur hôte. Elle sera étroite avec *Trichophyton equinum*, *T. gallinae* respectivement adaptés au cheval et aux oiseaux de basse-cour, intermédiaire avec *Trichophyton verrucosum* parasite privilégié des bovins et des ovins et lâche avec *Microsporium canis* qui affectionne de nombreux animaux familiers et d'élevage. La contamination dépendra également des possibilités de contact avec l'animal-hôte. C'est ainsi que le chat, encore plus souvent que le chien, porteur asymptomatique de spores virulentes est à l'origine de bien des contaminations humaines. À l'inverse si un animal peut contaminer plusieurs personnes d'une même fratrie le passage inter humain est très difficile (Badillet, 1991).

Les anthropophiles adaptés au parasitisme humain diffusent bien dans la population. Les teignes dues à *Trichophyton violaceum*, *Trichophyton soudanense*, et *Microsporium langeroni* sont de ce fait très contagieuses (Badillet, 1991).

De même les squames issues de la peau, ou les fragments d'ongles des nageurs ou des judokas qui souillent les tapis de sport, les carrelages des douches, des vestiaires du pourtour des bassins de natation, sont à l'origine de nombreuses dermatophytoses du pied dues à *Trichophyton rubrum* et à *T. mentagrophytes* variété *interdigitale* (Detandt & Nolard, 1988 ; Chabasse *et al.*, 1995).

Cliniques :

Il est habituel de dire que plus une espèce fongique est adaptée à son hôte, mieux elle est supportée par ce dernier. Les dermatophytes anthropophiles bien que très engagés dans la voie du parasitisme sont à l'origine de lésions habituellement sèches, squameuses et évoluant sur un mode chronique (*Trichophyton rubrum*). À l'opposé les espèces géophiles ou geo-zoophiles sont génératrices de réactions bruyantes et inflammatoires. Elles peuvent d'ailleurs guérir spontanément tellement le rejet par l'hôte peut être important. C'est le cas de *Trichophyton verrucosum* inféodé aux bovidés qui provoque chez l'homme des sycosis de la barbe et de la moustache voire un kérion de cuir chevelu. Le traitement à base de corticoïdes peut parfois suffire à guérir ces patients.

D'autres zoophiles, plus largement répandus dans le monde animal, comme *Microsporium canis* sont en revanche à l'origine de lésions plus ou moins inflammatoires. En général les réactions de l'hôte vis à vis des micromycètes keratinophiles sont assez bien corrélées avec le degré d'adaptation au parasitisme.

Biologiques :

Les micromycètes keratinophiles issus du sol sont à l'origine en primo culture (milieu de Sabouraud) d'une grande abondance de spores. La conidiogenèse très importante explique l'aspect de ces cultures volontiers poudreuses. À l'opposé les espèces anthropophiles (*T. violaceum*, *T. soudanense*, *T. schoenleini*) ont une conidiogenèse de mauvaise qualité. Il n'est pas toujours aisé de retrouver des macro- ou microconidies caractéristiques du genre. Cependant cette règle n'est pas toujours vérifiée chez les anthropophiles où certaines souches de *T. rubrum* et *T. tonsurans* par exemple sont parfois riches en spores.

Chez les zoophiles, la morphologie microscopique est variable, certaines espèces très inféodées à un hôte comme *T. verrucosum* sont habituellement pauvres en spores sur les milieux usités en mycologie. À l'inverse *M. canis*, de diffusion large au niveau des animaux d'élevages et de rente, est plus riche en organes de fructifications.

Ce que l'on constate avec les stades anamorphes se vérifie encore mieux avec les stades téléomorphes ou sexués.

La plupart des keratinophiles issus du sol sont hétérothalpiques avec un équilibre entre les souches plus (+) et moins (-).

La méthode de Vanbreuseghem très utilisée pour visualiser la reproduction sexuée des *Arthrodermataceae* et des *Omycetales* illustre bien ce phénomène. Les espèces qui ont choisi le parasitisme vont perdre leur potentiel sexué. Quand on les fait réagir avec *Arthroderma sium* on s'aperçoit qu'il y a sélection d'un seul type sexué, soit de signe (+) (cas du *T. montagnophiles* var. *interdigitale*), soit de signe (-) (cas du *T. rubrum*). Déjà chez de nombreuses espèces zoophiles il existe un net déséquilibre entre les souches (-) et les souches (+). On ne connaît le stade sexué de *M. canis* (*Nannizium otiae*) que grâce à l'isolement d'une souche négative dans un élevage polonais, toutes les autres sont désignées (+). Les agents de teignes anthropophiles confrontés avec des souches d'*Arthroderma sium* de signe (+) et de signes (-) ne montrent pas de gymnothèces fertiles contenant des ascospores, mais tout au plus quelques ébauches de réaction sexuée.

La perte de la reproduction sexuée lors de l'adaptation parasitaire est-elle la conséquence du parasitisme ou est-ce cette perte qui a provoqué le parasitisme ?

On pourrait imaginer que le champignon face à un environnement hostile non favorable à sa reproduction sexuée s'adapte au parasitisme pour assurer sa survie. Au contraire la vie parasitaire a bien pu avoir comme conséquence une perte de certains de ses métabolismes et voies enzymatiques conduisant à appauvrir et à stériliser sa reproduction de type sexuée d'abord, asexuée ensuite. Il est vraisemblable que les espèces adaptées au parasitisme orientent leur potentiel enzymatique aux exigences de leur nouvel état (Chabasse & Contect-Audonnet, 1994).

CONCLUSION

Ainsi, si l'on retient comme hypothèse une évolution phylogénique des keratinophiles telluriques vers le parasitisme animal ou humain, il convient de rester attentif vis à vis de micromycètes isolés aujourd'hui encore de façon exceptionnelle sur l'homme (*Chrysosporium* sp.) mais pouvant devenir demain de véritables agents de mycoses humaines et animales et ceci en dehors d'un contexte d'immunosuppression.

REFERENCES

- AJELLO L. 1953 — The dermatophyte *Microsporum gypsum* as a saprophyte and parasite. *Journal of investigative dermatology* 21 : 157-171
- AI BALA F., MORIDA A. & LOPLZ G. 1987 — Isolement d'*Arthrospira streptocaria* sur lésions dermatiques humaines à Zaragoza (Espagne). *Bulletin de la société française de mycologie médicale* 11 : 287-291
- BADILLIET G., PUSSANT A., JOURDAN-LEMOINE M. & BARRAULT D. 1982 — Pratique du diagnostic et risque de contamination fongique. *Annales de dermatologie et de vénéréologie* 109 : 661-664
- BADILLIET G. 1991 — *Dermatophytes et dermatomyces. Atlas clinique et biologique*. Varia Ed. Paris, p. 303
- BENEDIKT T. 1962 — Fragmenta mycologica I. Some historical remarks on the development of « hair baiting » of Toma-karling-Vanbreuseghem (The To-Ka-va-hair baiting method). *Mycopathologia et mycologia applicata* 16 : 104-106
- BENNY G. L. & KIMBROUGH J. W. 1950 — A synopsis of the orders and families of plectomycetes with keys to genera. *Mycotaxon* 12 : 1-12
- BIGLIET J. 1979 — Les phénomènes d'adaptation des champignons pathogènes en médecine humaine et vétérinaire. *Dermatologica* 159 : 28-35
- BOWMAN B. H., TAYLOR J. W. & WHITE T. J. 1992 — Molecular evolution of the fungi : human pathogens. *Molecular biology and evolution* 9 : 893-904
- CARLITA G., MANCIANI F. & AJELLO L. 1989 — Dermatophytes and keratinophilic fungi in cats and dogs. *Mycoses* 32 : 620-626
- CARMICHAEL J. W. 1962 — *Clavus sporium* and some other ateur osporic hyphomycetes. *Canadian journal of botany* 40 : 1135-1173.
- CHABASSI D., BOUCHARA J. P. & DE BEVERE C. 1985 — Flore fongique des bacs à sable. Mise en évidence, signification. *Mycopathologia* 90 : 3-13
- CHABASSI D. & GUILLETIN C. 1986 — Flore keratinophile isolée du plumage des pigeons de ville à Bordeaux. *Bulletin de la société française de mycologie médicale* 15 : 407-412
- CHABASSI D., GUILLETIN C., COUATARMANAC A., LAUNAY H., REICHT V. & DE BEVERE C. 1987 — Contribution à la connaissance de la flore fongique des petits mammifères sauvages et du lapin de garenne. Discussion sur les espèces fongiques rencontrées. *Annales, cyclopaedia, parasitologiae humanae et comparée* 62 : 357-368
- CHABASSI D., CONTE AU DONNEAU N. & MARCHAL L. 1987 — Flore keratinophile du sol en milieu rural. Études comparatives dans la région d'Angers et de Nancy. *Bulletin de la société française de mycologie médicale* 16 : 281-286
- CHABASSI D. 1988 — Taxonomic study of keratinophilic fungi isolated from soil and some mammals in France. *Mycopathologia* 101 : 133-140
- CHABASSI D., DE GENTILE L. & BOUCHARA J. P. 1989 — Pathogenicity of some *Clavosporium* species isolated in France. *Mycopathologia* 106 : 171-177
- CHABASSI D. 1989 — Les dermatophytes telluriques isolés en France depuis 1964. Aspects évolutifs. *Bulletin de la société française de mycologie médicale* 18 : 283-288
- CHABASSI D., CIMON B., DE GENTILE L. & BOUCHARA J. P. 1991 — Les mycoses transmises de l'animal à l'homme. Modalités épidémiologiques, conduite pratique du diagnostic au laboratoire. *Revue française des laboratoires* 228 : 77-84
- CHABASSI D. & CONTE AU DONNEAU N. 1994 — Du saprophytisme au parasitisme : épidémiologie des champignons keratinophiles isolés en France. *Journal de mycologie médicale* 4 : 80-89
- CHABASSI D., CHATRY D., BOUSSIN G., DE GENTILE L., SIX P., CIMON B. & BOUCHARA J. P. 1995 — Surveillance de la flore fongique des sols en milieu sportif. *Santé publique* 2 : 141-149
- CHIRMEIT R. 1991 — Rôle des animaux de compagnie dans la dispersion des zoonoses d'origine parasitaire. *Rev. Sci. Tech. off. Int. Epiz.*, 10 : 693-732
- CHMEL L. & VOLLEKOVA A. 1981 — Développement du parasitisme chez les champignons keratinophiles. *Lyon Médical* 245 : 37-40

- CURRAH R S, 1985 Taxonomy of Onygenaceae, Arthrodermataceae, Gymnoascaceae, Myxotrichaceae and Onygenaceae. *Mycotaxon* 24 : 1-216
- DAWSON C O & GENTLES J C, 1961 The perfect stage of *Keratinomyces ajelloi* Vanbreuseghem, *Trichophyton terrestre* Durie et Frey and *Microsporium nanum* Fuentes. *Sabouraudia* 1 : 49-57
- DE CAS F & VERNES A., 1986 Parasitic adaptation of pathogenic fungi to mammalian hosts. *Critical reviews in microbiology* 13 : 173-218
- DETANDI M & NOLARD N, 1988 Dermatophytes and swimming pools seasonal fluctuations. *Mycoses* 31 : 495-500
- DE VROEY C, 1968 Ecologie de quelques Gymnoascaceae keratinophiles. *Bulletin de l'academie royale belge* 54 : 1352-1368
- DE VROEY C, 1970 Contribution à l'étude des dermatophytes et autres Gymnoascacees. *Annales de la société belge de médecine tropicale* 50 : 1-174
- DURIE E. B & FREY D, 1957 A new species of *Trichophyton* from New South Wales. *Mycologia* 49 : 401-411
- GARG A K, GANDOTRA S, MUKERJI K G & PUGH G J F, 1985 Ecology of keratinophilic fungi. *Proceedings of the indian academy of science. Plant sciences* 94 : 149-163
- GUEHO E., VILLARD J & GUINETT R., 1985 — A new case of *Anixiopsis stercoraria* mycosis. Discussion on its taxonomy and pathogenicity. *Mykosen* 28 : 430-436.
- HELLUY J. R., PERCEBOIS C. & BURDIN J. C., 1965 — À propos de l'existence tellurique de *T. mentagrophytes*. *Annales de parasitologie humaine et comparée* 40 : 383-389
- HOUIN R., ROUGET CAMANA Y., LE FICHAUX Y., LANCASTRE F., BAZIN J. C., DENTIAU M. & BOUGNINI J., 1972 Isolement de *Trichophyton mentagrophytes* (Robin), Blanchard, 1986, *Nannizzia persicolor* Stockdale 1987 et *Trichophyton terrestre*, Durie et Frey, 1957, du pelage des rongeurs. Essai d'interprétation écologique. *Annales de parasitologie humaine et comparée* 47 : 422-429.
- KARLING J S., 1946 Keratinophilic chrytids. *Rhizoglyphum keratinophilum* n. sp. a saprophyte isolated on human hair and its parasite. *Phlyctidium mycetophagum* sp. *American journal of botany.*, 33 : 751-757
- LECLERC M C, PHILIPPI H & GUHO E, 1994 Phylogeny of Dermatophytes and demorphic fungi based on large subunit ribosomal RNA sequence comparisons. *Journal de médecine vétérinaire* 32 : 331-341
- NOVAK E K & GALGOGYI Y, 1966 Notes on dermatophytes of soil origin. *Mycopathologia et mycologia applicata* 28 : 289-296
- OORSCHOT A. van, 1980 — Revision of *Chrysosporium* and allied genera. *Studies in Mycology* 20 : 1-86
- OTCENASEK M & DVORAK J, 1962 The isolation of *Trichophyton terrestre* and other keratinophilic fungi from small mammals of south eastern Moravia. *Sabouraudia* 2 : 111-113.
- RIPPON J W, LEE F C & McMILLEN S, 1970 Dermatophyte infection by *Aphanouscus fulvescens*. *Archives of dermatology* 102 : 552-555
- SABOURAUD R., 1910 — *Traité des teignes*. Masson Ed., Paris, 811 p
- SIGCKDALE P., 1988 Sexual stimulation between *Arthroderma vanii* (Stockdale, Mackenzie and Austwick) and related species. *Sabouraudia* 6 : 176-181
- SZATHMARY S, 1940 *Trichophyton fluviatile*. *Archives françaises de dermatologie* 181 : 192-203
- TODARO F, CRIAFIO G & URZI C, 1984 A propos d'un cas de tinea pedis par *Anixiopsis fulvescens* (Cooke) De Vries, var. *fulvescens* (Cooke) De Vries. *Bulletin de la société française de mycologie médicale* 13 : 239-242
- TOMA A., 1979 Sur l'infection des cheveux « in vitro » par les champignons des teignes. *Annales de dermatologie et de syphiligraphie* 10 : 641-643
- VANBREUSEGHM R, 1952 Cycle biologique des dermatophytes et epidemiologie des dermatophytes. *Archives belges de dermatologie* 8 : 268-276
- VANBREUSEGHM R, 1952 Technique biologique pour l'isolement des dermatophytes du sol. *Annales de la société belge de médecine tropicale* 32 : 175-178

- VANBREUSEGHEM R., 1961 La vie saprophytique des dermatophytes. *Annales de dermatologie et de syphiligraphie* 87 : 481-492
- VANBREUSEGHEM R., 1957 Interet theorique et pratique d'un nouveau dermatophyte isole du sol *Keratinomyces ajellii* gen. nov. sp. *Bulletin de la Classe des sciences. Academie royale de Belgique, 5^e serie*, 38 : 1067-1071
- VANBREUSEGHEM R. & DE VROËY C., 1980 Dermatophytic infection by *Arthrospora stercoraria* in a wildboar (*sus scrofa*). *Mykosen* 23 : 16-20
- WOODYER A.J., 1977 Asymptomatic carriage of dermatophytes by cats. *New Zealand veterina. journal* 2 : 67-69